

UNE NOUVELLE MICROALGUE ROUGE MARINE: *RHODOSORUS MAGNEI* SP. NOV., (RHODOPHYCEAE, PORPHYRIDIALES).

Jacqueline FRESNEL et Chantal BILLARD

Laboratoire de Biologie et Biotechnologies marines (Phycologie),
Université de Caen, 14032 - Caen Cedex, France.

RÉSUMÉ - *Rhodosorus magnei* sp. nov., espèce marine isolée des Antilles françaises, est comparée au type du genre, *R. marinus* Geitler 1930. Les deux organismes se distinguent facilement par des critères observables en microscopie optique: couleur et taille des cellules, caractère du plaste. L'ultrastructure des deux espèces est très proche, notamment en ce qui concerne l'organisation du pyrénoloïde. La découverte de *R. magnei* porte désormais à deux le nombre d'espèces connues chez *Rhodosorus*. L'étude de leur répartition à ce jour montre que ces algues rouges primitives sont à rechercher dans les eaux chaudes et côtières du globe.

ABSTRACT - *Rhodosorus magnei* sp. nov., a marine species isolated from the West Indies, is compared to the type species of the genus, *R. marinus* Geitler 1930. Both organisms are easily distinguished under the light microscope by their colour, cell sizes and features of the chloroplast. Ultrastructural characteristics are similar in both species, including pyrenoid organization. The discovery of *R. magnei* now brings to two the number of species recognized in the genus *Rhodosorus*. Their distribution shows these primitive rhodophytes inhabit warm and coastal waters of the world.

MOTS-CLÉS - Eaux chaudes, microalgue marine, Porphyridiales, Rhodophyceae, *Rhodosorus*, ultrastructure.

INTRODUCTION

Parmi les Rhodophycées unicellulaires, Porphyridiales *sensu* Garbary *et al.* (1980), rencontrées dans le milieu marin, le genre *Rhodosorus* Geitler est l'un des plus caractéristiques. Au sein des Porphyridiacées dont les cellules ont un plaste muni d'un pyrénoloïde, il se distingue aisément par la présence d'un chloroplaste pariétal, lobé, en forme de coupe avec un gros pyrénoloïde proéminent. Le genre *Rhodosorus* n'était représenté à ce jour que par l'unique espèce *R. marinus* Geitler décrite à l'origine des Canaries (Geitler, 1930) et observée depuis, toujours dans des eaux assez chaudes: ainsi nous cultivons à Caen deux souches de *R. marinus*, l'une en provenance des côtes syriennes et l'autre de Corse (voir MATÉRIEL ET MÉTHODES). Cette espèce a par ailleurs été examinée à deux reprises en microscopie électronique (Giraud, 1962; Ford, 1984).

En 1987, F. Magne a eu la gentillesse de nous confier une souche de *Rhodosorus*, isolée par ses soins, en provenance des Antilles françaises. Disposant au labora-

toire de cultures de *R. marinus*, nous avons donc eu le loisir de le comparer à l'organisme isolé par F. Magne. Notre but est de démontrer ci-dessous qu'il s'agit d'une espèce distincte, pour laquelle nous proposons l'épithète "*magnei*", en hommage à son découvreur et à sa large contribution à la connaissance des algues rouges.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Rhodosorus magnei sp. nov. (souche n° R-8 de notre algorithme) provient des Antilles françaises (Ile de Saint Barthélémy). La souche a été isolée en 1987 par F. Magne à partir de "capteurs" du dinoflagellé benthique *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo et d'un mélange de diverses microalgues, le tout confié au laboratoire par le Professeur P. Bourdeau. Elle est cultivée à Caen depuis octobre 1987.

Rhodosorus marinus Geitler (souche n° R-1) a été isolé en 1972 à partir d'un prélèvement de *Derbesia* effectué à Lattaquié sur la côte syrienne (H. Mayhoub coll.). Une autre souche de *R. marinus* (n° R-1 bis) récemment isolée au laboratoire (1994) et en provenance de Calvi, Corse (V. Demoulin coll.) a également été utilisée.

Les trois cultures unialgales sont conservées dans le milieu ES-TRIS II (Cosson, 1987), à la lumière du jour et à la température ambiante.

Les observations en microscopie photonique ont été faites à l'aide d'un appareil Leitz Orthoplan équipé d'un système de contraste interférentiel. Les observations en fluorescence ont été réalisées avec un microscope confocal Leica.

Les deux espèces et plus particulièrement *R. magnei* se sont révélées très difficiles à fixer et imprégner pour les études en microscopie électronique. Les meilleurs résultats obtenus l'ont été avec la méthode suivante: fixation par le glutaraldéhyde à 3% dans le tampon cacodylate de Na 0,1 M, à pH 7, 2, additionné de 0,25 M de sucrose (6 h), suivie de trois rinçages prolongés dans le même tampon additionné de concentrations décroissantes de sucrose. Postfixation: OsO₄ à 1% dans le tampon cacodylate. Toutes les opérations ont lieu à 4 °C. Les cellules sont ensuite déshydratées et incluses dans l'Epon après des bains de substitution prolongés. Les coupes, réalisées avec un couteau de diamant, ont été contrastées par l'acétate d'uranyle (à 2,5% dans l'éthanol à 50° pendant 30 min) suivi du citrate de plomb. Elles ont été observées au Centre de Microscopie Electronique de l'Université de Caen avec un microscope Siemens (Elmiskop 1A ou 102).

OBSERVATIONS

Rhodosorus magnei Fresnel et Billard sp. nov. (Figs 1a, 2-3, 7, 9-10)

Diagnoses:

- Cellulae globosae 8-10 µm diametro cum spisso strato mucilagino (5-6 µm crasso). Chloroplastus roseus, singularis, cupulatus, ad instar circa denorum lorum parietalium, regulatim dispositorum versus peripheriam cellulae. Pyrenoides centralis, parum angulosus, cum corona granulorum distinctorum amyli.

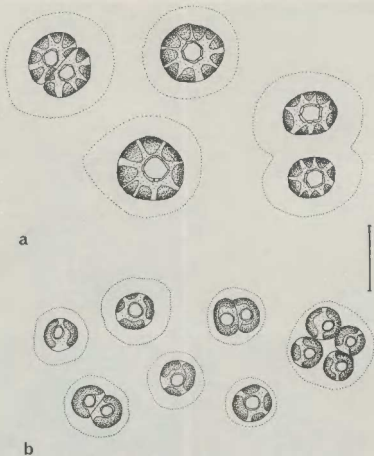


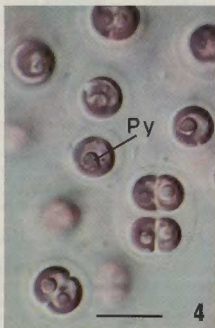
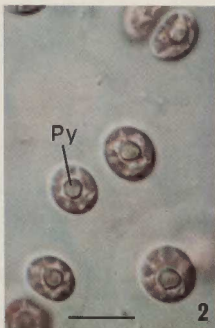
Fig. 1a: *Rhodosorus magnei*. Fig. 1b: *Rhodosorus marinus*. Le trait d'échelle indique 10µm.

- Cellules globuleuses de 8-10 µm de diamètre entourées d'une gelée épaisse (5-6 µm d'épaisseur). Un plaste en coupe rouge clair muni d'une dizaine de lobes pariétaux, régulièrement disposés à la périphérie de la cellule. Pyrénioïde central, légèrement anguleux, entouré d'une couronne de grains de rhodamylon distincts.

*Localité du type: Ile de St Barthélémy, Antilles françaises.

*Holotype: Fig. 1a.

Rhodosorus magnei forme en culture liquide un tapis non gélatineux, de couleur rouge framboise très caractéristique et de consistance pulvérulente (fig. 6). Observées au microscope photonique, les cellules d'une culture jeune mesurent environ 9 µm de diamètre et sont entourées d'un halo épais (jusqu'à 5-6 µm d'épaisseur) de gelée ferme homogène particulièrement apparente au microscope en contraste interférentiel



(fig. 2). Après bipartition (fig. 1a, fig. 2 en haut et à droite et fig. 7), les cellules restent assez longtemps hémisphériques avant de s'arrondir et de se séparer les unes des autres, comme le montre la figure 3 représentant des cellules d'une culture âgée. Chez ces dernières, le halo translucide formant la paroi squelettique est délimitée distalement par un liseré épais.

Le chloroplaste de cette espèce est très caractéristique: de couleur rosée assez peu soutenue au microscope, il présente un grand nombre de lobes pariétaux (8 à 11) disposés de manière régulière à la périphérie de la cellule et un pyrénioïde très proéminent, légèrement anguleux, en position pratiquement centrale (figs 1a et 2). Le nombre et la disposition des lobes plastidiaux sont obscurcis dans les cellules âgées riches en rhodamylon (fig. 3) où le décompte devient difficile; de telles cellules où la forme des lobes plastidiaux est mal définie peuvent alors être confondues avec des cellules du genre *Rhodella*. L'observation des cellules au microscope à fluorescence confirme ces caractères du chloroplaste (fig. 7) et la disposition périphérique des lobes plastidiaux.

Le contour du pyrénioïde est souligné par une couronne formée de plusieurs grains de rhodamylon juxtaposés (fig. 1a). A cette couronne s'ajoute dans les cellules senescentes (fig. 3) une multitude d'autres grains de rhodamylon dispersés entre les lobes plastidiaux et le pyrénioïde.

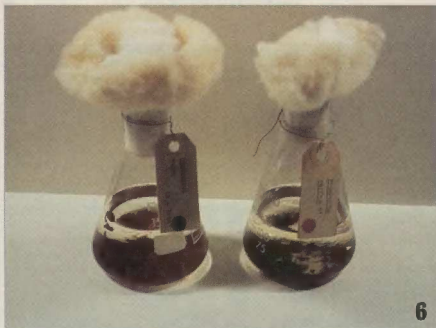
Le volume occupé par l'appareil plastidial fait qu'il est difficile d'observer d'autres organites cellulaires: lorsqu'il est visible, le noyau est en position excentrée (fig. 3, flèche).

Les résultats préliminaires relatifs aux caractères ultrastructuraux confortent les observations ci-dessus. La figure 9 montre le pédoncule rattachant le pyrénioïde central à l'un des lobes plastidiaux, ainsi que la couronne de grains de rhodamylon extraplastidiaux qui l'entoure; les grains situés entre les lobes du plaste ont une forme plus arrondie. Le stroma du pyrénioïde est parcouru par un petit nombre de thylakoïdes centraux isolés et concentriques (fig. 10). Les lobes plastidiaux montrent une organisation constituée de thylakoïdes parallèles, encerclés par un thylakoïde périphérique (cf. fig. 10). Des phycobilisomes sont présents (non illustré). Les coupes soulignent l'épaisseur de la paroi squelettique chez *R. magnei* qui semble formée de deux couches: la couche proximale très épaisse et d'aspect homogène est surmontée par une fine pellicule distale, plus dense aux électrons (fig. 9).

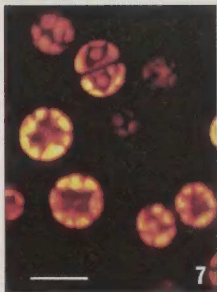
Rhodosorus marinus Geitler (Figs 1b, 4-5, 8, 11-12)

Les caractères de cette espèce, précédemment étudiée par divers auteurs (Geitler, 1930; Giraud, 1962; Ford, 1984), sont rappelés ici à titre de comparaison avec *Rhodosorus magnei*.

Figs 2-3: *Rhodosorus magnei*. Fig. 2: Cellules jeunes montrant le pyrénioïde central (Py) et les nombreux lobes périphériques du chloroplaste. Fig. 3: Cellules âgées accumulant les grains de rhodamylon; la flèche indique l'emplacement du noyau. Noter l'épaisseur de la gelée entourant les cellules. Figs 4-5: *Rhodosorus marinus*. Fig. 4: Cellules jeunes montrant leur chloroplaste peu lobé avec un pyrénioïde excentré. Fig. 5: Cellules âgées. On remarque la persistance de cellules hémisphériques. Le trait d'échelle indique 10 μ m.



6



7



8

Fig. 6: Aspect des deux espèces en culture, *Rhodosorus magneti* à gauche, *Rhodosorus marinus* à droite. On remarque la différence de couleur entre les deux espèces. Figs 7-8: Cellules observées en fluorescence au microscope confocal. Fig. 7: *Rhodosorus magneti*. Fig. 8: *Rhodosorus marinus*. Les différences entre les deux espèces sont apparentes, en ce qui concerne la taille des cellules et le nombre de lobes plastidiaux. Noter dans les deux cas la présence caractéristique de cellules hémisphériques. Le trait d'échelle indique 10µm.

Les cultures de *R. marinus* ont le même aspect général que celles de *R. magnei*, mais leur couleur à l'oeil nu est très différente: celles de *R. marinus* (fig. 6, à droite) sont nettement plus foncées, d'un rouge vineux, que nous qualifions de rouge cassis par opposition aux cultures de *R. magnei*. Cette différence de couleur entre les deux espèces est confirmée par les observations en microscopie photonique: comparer les cellules des figures 2 (*R. magnei*) et 4 (*R. marinus*) photographiées successivement au même grandissement et dans les mêmes conditions d'éclairage. Ces deux figures montrent également la taille plus modeste des cellules de *R. marinus* (4-6 μm de diamètre) entourées d'une couche de gelée moins épaisse (1-2 μm) mais soulignée par un liseré distal plus net. En règle générale, les cellules de *R. marinus* sont plus arrondies, mais là encore des individus hémisphériques persistent après division; chez cette espèce on notera que les cellules ont tendance à rester groupées, par 2 ou 4, au sein d'une enveloppe commune (figs 1b et 4) et ce même dans les cultures âgées (fig. 5).

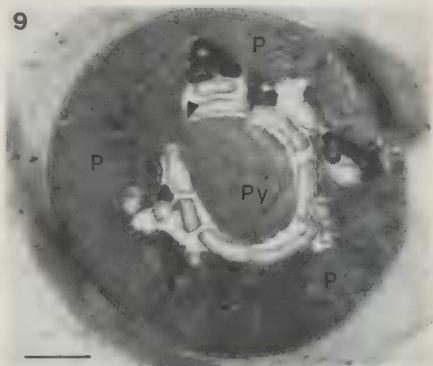
Outre sa couleur, le chloroplaste de *R. marinus* se distingue par des lobes plastidiaux pariétaux nettement plus réduits en nombre: de 2 à 4 lobes (figs 1b, 4), chiffre confirmé par l'observation des cellules en fluorescence (fig. 8). Le pyrénioïde est moins central que chez *R. magnei*: il est situé au coeur de la coupe formée par le chloroplaste. La couronne de rhodamylon entourant le pyrénioïde est plus régulière et les grains constitutifs peu apparents (fig. 4), mais les coupes ultrafines montrent 3 ou 4 grains de rhodamylon étroitement jointifs autour du pyrénioïde de *R. marinus* (fig. 11). La figure 12 qui présente un détail d'un lobe plastidial confirme l'organisation précédemment observée chez le genre *Rhodosorus*, à savoir l'existence de thylakoïdes parallèles entourés par un thylakoïde périphérique. Contrairement à l'affirmation de Ford (1984), des phycobilisomes (fig. 12, flèche) sont bien présents, situés de part et d'autre des thylakoïdes. Le pyrénioïde de *R. marinus* semble parcouru par peu de thylakoïdes centraux (fig. 11). Le noyau est en position excentrée (fig. 11) comme chez *R. magnei*.

La paroi squelettique est moins développée chez *R. marinus*, mais présente également deux couches morphologiquement distinctes: une couche proximale compacte et une couche distale, plus dense aux électrons, formée de fibres plus grossières, d'aspect irrégulier (figs 11 et 12). Cette couche distale, bien apparente en microscopie photonique, semble pouvoir se desquamer facilement: elle est comparativement très réduite chez *R. magnei*.

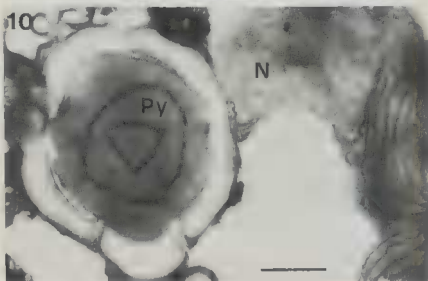
DISCUSSION

La nouvelle Rhodophycée marine unicellulaire isolée par F. Magne constitue à l'évidence une nouvelle espèce du genre *Rhodosorus* Geitler. *Rhodosorus magnei* est proche du type *R. marinus* mais s'en distingue aisément par la taille des cellules et l'épaisseur de la paroi qui les entoure, mais surtout par les caractères du plaste. Outre des différences de couleur très apparentes, nous avons montré que le chloroplaste de *R. magnei* présente un nombre de lobes plastidiaux nettement plus élevé et que ceux-ci sont très régulièrement disposés à la périphérie des cellules. En outre, le pyrénioïde central de *R. magnei* est cerné par une couronne de rhodamylon constituée de grains plus apparents, en microscopie photonique, que chez *R. marinus*. L'ultrastructure des

9



10

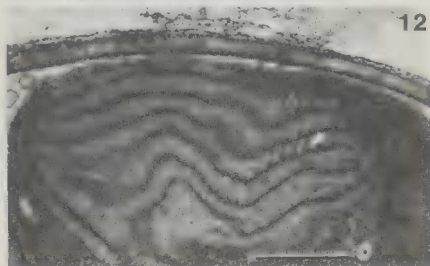


deux organismes est très voisine, les différences notées étant pratiquement celles qui peuvent être observées en microscopie photonique.

Nous avons eu de grandes difficultés à fixer et imprégner les deux espèces de *Rhodosorus*: ces difficultés sont vraisemblablement dues à la nature chimique et à la consistance de la paroi squelettique de ces algues. Contrairement à d'autres Porphyridiales, tels les genres *Porphyridium* Nägeli, *Rhodella* Evans ou *Dixoniella* Scott *et al.* où la paroi squelettique est mucilagineuse et relativement fluide, celle de *Rhodosorus* est compacte et coriace. Les cellules de *Rhodosorus* sédimentent naturellement en culture en formant des aggrégats et cette tendance à l'autofloculation, déjà exploitée chez *R. marinus*, permet d'envisager de l'utiliser en biotechnologie, pour l'extraction de la phycoérythrine (Dupré *et al.*, 1995). *R. magnei* possède apparemment les mêmes propriétés. Une étude de la composition chimique de la paroi de *R. marinus* a d'ailleurs montré que celle-ci est globalement constituée d'un xylane dépourvu de radicaux sulfatés, contrairement aux polysaccharides complexes sulfatés des parois des autres Porphyridiales étudiées (Medcalf *et al.*, 1981). Bien qu'incomplètes, nos observations en microscopie électronique ont néanmoins démontré l'existence chez *Rhodosorus* de phycobilisomes typiques des algues rouges. Ford (1984), qui n'avait pas réussi à les observer, insistait sur leur absence chez *R. marinus*: celle-ci est imputable soit au protocole de fixation soit à des conditions de culture défavorables, un éclaircissement trop faible par exemple. La lumière est, en effet, un paramètre susceptible d'affecter l'ultrastructure des chloroplastes des algues rouges (Lüning & Schmitz, 1988).

Un caractère ultrastructural important, observé par Ford (1984) et que nous confirmons ici, est l'existence d'un thylakoïde périphérique ou enveloppant visible dans les lobes plastidiaux de *Rhodosorus*. Ce caractère est d'ailleurs un de ceux permettant de séparer *Rhodosorus* de *Rhodella*, une autre Porphyridiacée. Les cellules de *Rhodosorus magnei*, surtout les cellules âgées, présentent en effet des convergences de forme avec deux espèces de *Rhodella* à plastes rouges, *R. maculata* Evans et *R. violacea* (Kornmann) Wehrmeyer: ces deux espèces, comme toutes celles du genre *Rhodella* ont des plastes de type focal, multilobés et dépourvus de thylakoïde périphérique (Patrone *et al.*, 1991; Billard & Fresnel, 1986). De plus, *Rhodella maculata* et *Rhodella violacea*, espèces par ailleurs très proches, présentent des prolongements nucléaires au sein du pyrénioïde dont le stroma est totalement dépourvu de thylakoïdes. L'absence de ces caractères ainsi que la présence d'un thylakoïde périphérique sont parmi les raisons qui ont conduit Scott *et al.* (1992) à créer le genre *Dixoniella* pour l'espèce atypique *Rhodella grisea* (Geitler) Fresnel *et al.* (Fresnel *et al.*, 1989). Le pyrénioïde de *D. grisea* est par ailleurs traversé de nombreux thylakoïdes convolutés.

Figs 9-10: *Rhodosorus magnei*. Fig. 9: Coupe montrant le pyrénioïde central (Py) relié à l'un des nombreux lobes plastidiaux (P) par un pédoncule (flèche); le pyrénioïde est entouré d'une couronne de grains anguleux de rhodamylon; noter l'épaisseur de la paroi squelettique avec son liseré distal peu apparent. Le trait d'échelle indique 1 μ m. Fig. 10: Détail d'une coupe avec un pyrénioïde sectionné transversalement montrant des thylakoïdes centraux concentriques; le noyau (N) est excentré. Le trait d'échelle indique 10 μ m.



Selon Magne (1989), l'existence d'un thylakoïde périphérique dans les plastes des algues rouges doit être interprétée comme un caractère évolué. Il est intéressant de noter que chez les Porphyridiacées unicellulaires examinées au niveau ultrastructural, seuls les genres *Rhodosorus* et *Dixoniella* possèdent ce caractère ce qui autoriserait à les considérer parmi les genres les plus évolués au sein des Archeorhodophycidae *sensu* Magne. L'hypothèse de Lee (1974) présentant *Rhodosorus* comme l'algue rouge la plus primitive en raison des similitudes d'aspect de son chloroplaste avec celui des Cryptophyceae est aujourd'hui totalement abandonnée (Gabrielson *et al.*, 1985).

Concernant la répartition des espèces du genre *Rhodosorus*, celles-ci montrent une nette préférence pour les eaux néritiques chaudes, voir tropicales. *R. marinus* est une espèce cosmopolite qui a été signalée dans l'Atlantique Nord, îles Canaries (Geitler, 1930) et Keys de Floride (Ott, 1967); dans le Pacifique Nord, îles Hawaii (West, 1969) et en Méditerranée, Banyuls (Giraud, 1958), Corse (obs. personnelles) et Syrie (Fresnel, 1986). Elle est vraisemblablement présente également dans l'Adriatique (cf. Ott, 1967). Quant à *R. magnei*, nous avons indiqué qu'il provient de l'île St. Barthélémy, située au Nord de la Guadeloupe. Elle ne semble pas avoir été confondue jusqu'ici avec une autre algue rouge unicellulaire, mais West (1969) rapporte avoir examiné deux souches de *R. marinus* en provenance des îles Hawaii: l'une (de Coconut Island) est conforme au type et illustrée par la figure 9 de West (1969) et l'autre (de Waikiki Beach) est légèrement différente, selon lui, avec un chloroplaste à lobes "contortés" et plus nombreux que dans la souche précédente. Il n'est donc pas impossible que les deux espèces de *Rhodosorus* co-existent dans le Pacifique.

Au niveau écologique, il est clair que *Rhodosorus* est un genre strictement marin qui ne supporte pas une dessalure trop importante (Giraud, 1958; Ott, 1967). Ainsi certains biotopes euryhalins telles les mangroves des régions tropicales, particulièrement riches en Rhodophycées unicellulaires comme le signalent Hara *et al.* (1993), ne comportent aucun *Rhodosorus*. Ces auteurs expliquent la présence d'autres Porphyridiales par leurs adaptations physiologiques: phototactisme en rapport avec une relative motilité cellulaire (mouvements amiboïdes ou glissements). Nous n'avons jamais observé de telles propriétés chez les deux espèces de *Rhodosorus*.

Dans la nature, les *Rhodosorus* sont des algues épiphytes et à quatre reprises, *R. marinus* a été signalé à partir du même type de support (macroalgues, vertes le plus souvent) et accompagné de pratiquement le même cortège floristique de Chrysophycées et d'Haptophycées: "Siphonale" avec notamment *Sarcinochrysis marina* Geitler et *Platychrysis pigra* Geitler aux Canaries (Geitler, 1930); Siphonocladales avec *S. marina* et deux coccolithophorides des genres *Ochrosphaera* Schussnig et *Crucioplacolithus* Hay et Mohler aux îles Hawaii (West, 1969); Derbesiales avec *S. marina*, *P. pigra*

Figs 11-12: *Rhodosorus marinus*. Fig. 11: Cellule sectionnée transversalement montrant le pyrénoïde (Py) entouré de rhodamylon et de quatre lobes plastiidaux (P); le noyau excentré (N) et un profil mitochondrial (M) sont visibles; noter la paroi squelettique formée de deux couches distinctes. Le trait d'échelle indique 1 μ m. Fig. 12: Détail d'un lobe plastiidal montrant l'existence d'un thylakoïde périphérique et de thylakoïdes centraux parallèles et garnis de phycobliisomes (flèches). Le trait d'échelle indique 0,5 μ m.

et les mêmes coccolithophorides en Syrie (Fresnel, 1986); Sphacélariale avec *S. marina*, *P. pigra*, *Ochrosphaera* etc... en Corse (obs. personnelles). La Chrysophycée observée chaque fois, *S. marina* est une variété, var. *filamentosa* Billard, caractéristique des eaux chaudes (Billard, 1988). Quant à *Rhodorus magnei*, les prospections ultérieures permettront de préciser si cette espèce est uniquement inféodée aux biotopes tropicaux ciguatérigènes à *Gambierdiscus toxicus*.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. Frédéric Lenoir de la Société Leica pour les clichés réalisés ■ microscope confocal ainsi que Michel Fresnel pour la réalisation des dessins au trait.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLARD C., 1988 - Les Sarcinochrysidales des côtes françaises. *Bull. Soc. linn. Normandie* 110-111: 61-69.
- BILLARD C. & FRESNEL J., 1986 - *Rhodella cyanea* nov. sp., une nouvelle Rhodophyceae unicellulaire. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, t. 302, série III, 7: 271-276.
- COSSON J., 1987 - Croissance des sporophytes résultant d'hybridations interspécifiques et intergénériques chez les Laminariales. *Cryptogamie. Algol.* 8: 61-72.
- DUPRE C., GUARY J. C. & GRISEAU D., 1995 - Culture of an autoflocculent microalga in a vertical tubular photobioreactor for phycoerythrin production. *Biotechnology Techniques*, Vol. 9, 3: 185-190.
- FORD T.W., 1984 - A comparative ultrastructural study of *Cyandium caldarium* and the unicellular red alga *Rhodorus marinus*. *Annals of Bot.* 53: 285-294.
- FRESNEL J., 1986 - Nouvelles observations sur une Coccolithacée rare: *Cruciaplacolithus neohelis* (McIntyre & Bé) Reinhardt (Prymnesiophyceae). *Protistologica* 22: 193-204.
- FRESNEL J., BILLARD C., HINDAK F. & PEKARKOVA B., 1989 - New observations on *Porphyridium griseum* Geitler = *Rhodella grisea* (Geitler) comb. nova (Porphyridiales, Rhodophyceae). *Pl. Syst. Evol.*, 164: 253-262.
- GABRIELSON P.W., GARBAR Y.D.J. & SCAGEL R.F., 1985 - The nature of the ancestral red alga: inferences from ■ cladistic analysis. *Biosystems* 18: 335-346.
- GARBAR Y.D.J., HANSEN G.I. & SCAGEL R.F., 1980 - A revised classification of the Bangiophyceae (Rhodophyta). *Nova Hedwigia* 33: 145-166.
- GEITLER L., 1930 - Ein grünes Filarpasmodium und andere neue Protisten. *Arch. f. Protistenk.* 69: 615-636.
- GIRAUD G., 1958 - Sur la vitesse de croissance d'une Rhodophycée monocellulaire marine, le *Rhodorus marinus* cultivé en milieu synthétique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* t. 246: 3501-3504.
- GIRAUD G., 1962 - Les infrastructures de quelques algues et leur physiologie. *J. Microscopie* 1: 251-274, pl. 1-10.
- HARA Y., ISHIDA K., TSUNAKAWA A. & HATAKEYAMA N., 1993 - Unicellular red algae in mangroves and related environments: their taxonomy and distribution. *Jap. J. Phycol.* (Sônu) 41: 382-383.
- LEE R.E., 1974 - Chloroplast structure and starch grain production as phylogenetic indicators in the lower Rhodophyceae. *Brit. phycol. J.* 9: 291-195.

- LÜNING K. & SCHMITZ K., 1988 - Dark growth of the red alga *Delesseria sanguinea* (Ceramiales): lack of chlorophyll, photosynthetic capability and phycobilisomes. *Phycologia* 27 (1): 72-77.
- MAGNE F., 1989 - Classification et phylogénie des Rhodophycées. *Cryptogamie, Algol.* 10: 101-115.
- MEDCALF D.G., BRANNON J.H., SCOTT J.R., ALLEN G.G., LEWIS J. & NORRIS R.E., 1981 - Polysaccharids from microscopic red algae and diatoms. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8: 582-588.
- OTT F.D., 1967 - *Rhodosorus marinus* Geitler: a new addition to the marine algal flora of the western hemisphere. *J. Phycol.* 3: 158-159.
- PATRONE L.M., BROADWATER S.T. & SCOTT J.L., 1991 - Ultrastructure of vegetative and dividing cells of the unicellular red algae *Rhodella violacea* and *Rhodella maculata*. *J. Phycol.* 27: 742-753.
- SCOTT J.L., BROADWATER S.T., SAUNDERS B.D. & THOMAS J.P., 1992 - Ultrastructure of vegetative organization and cell division in the unicellular red alga *Dixoniella grisea* gen. nov. (Rhodophyta) and a consideration of the genus *Rhodella*. *J. Phycol.* 28: 649-660.
- WEST, J. A., 1969 - Observations on four rare microalgae from Hawaii. *Phycologia* 8: 187-192.